

Merkmalsdifferenzen tropischer Fledermäuse^{1,2}

VON DIETER KOCK

Forschungsinstitut Senckenberg, Frankfurt am Main

Eingang des Ms. 7. 11. 1972

Einführung

Unter den kongenerischen afrikanischen Chiropteren findet man kein Beispiel dafür, daß eine Art sich in ihrer Nahrungswahl stark von anderen Arten unterscheidet. So sind z. B. alle Arten der Gattungen *Hipposideros*, *Rhinolophus*, *Nycteris*, *Pipistrellus* und alle Molossidien insektivor, ohne scheinbar bestimmte Insekten selektiv und spezifisch zu bevorzugen. Von den frugivoren Megachiroptera sind eine größere Zahl auch Blütenbesucher (vgl. KOCK 1969, 1972), aber wir kennen keine afrikanischen Arten innerhalb derselben Gattung, von denen einige reine Fruchtfresser sind und andere reine Blütenbesucher. Ebenso sind unter den Microchiropteren keine Arten innerhalb derselben Gattung bekannt, die entweder nur ruhende oder nur fliegende Beute fangen. Eine derartig starke ökologische Differenzierung wird offenbar erst zwischen verwandten Gattungen erreicht. Es ist daher anzunehmen, daß bestimmte Phänomene zu beobachten sind, die die Konkurrenz sympatrischer, kongenerischer Fledermausarten mildern oder ausschließen. Solche Differenzierungen erkannte bereits EISENTRAUT (1950), der die Spezialisierung auf eine bestimmte Nahrung in entsprechenden morphologischen Unterschieden sucht, wie verschiedene Körpergröße, verschiedene weite Mundspalte und durch die verschiedene Stärke des Gebisses der Fledermäuse, welche ein Aussortieren der Nahrungspartikel nach ihrer Größe und Härte ermöglicht. So wurden als Nahrung von *Rhinolophus ferrumequinum* größere Lepidoptera und Coleoptera sowie kleinere Insekten mit weicher Körperbedeckung festgestellt, für *Rh. hipposideros* hingegen kleinere Lepidopteren und Dipteren; für *Rh. affinis* Käfer mit harten Elytren und für *Rh. macrotus* Käfer und Dipteren.

Die Frage der Konkurrenz soll im folgenden in ihrem Bezug auf die Nahrung beschränkt bleiben. — Daß das Insektenangebot in seinem Artenspektrum auch in den Tropen jahreszeitlich verschieden sein kann und somit Unterschiede in der tatsächlich aufgenommenen Nahrung der Fledermäuse bedingt (vgl. EISENTRAUT 1950; ROSS 1967), ist eine andere ökologische Frage und soll hier nicht untersucht werden.

Wenn metrische Merkmale analysiert werden können, haben wir einen Einblick in den Komplex der ökologischen Konkurrenz durch die Erscheinung, die BROWN und WILSON (1956) mit Merkmalsverschiebung oder Merkmalsdivergenz bezeichnen: sind zwei teilweise allopatrische, kongenerische Arten mit ähnlichen Anforderungen an ihre ökologische Nische in einem Teil ihrer Verbreitungsgebiete sympatrisch, so sind Unterschiede zwischen diesen Arten dann akzentuierter. Es ist sicher, daß die spezifische Ernährung ihre Entsprechung in der Struktur des trophischen Apparates hat (STORCH 1968). Da dabei die Frage der Allopatrie oder Sympatrie unerheblich ist, sondern die lokal nachgewiesenen kongenerischen Arten verglichen werden (die von Ort zu Ort verschieden kombiniert sein können), soll nicht der Begriff Merkmalsver-

¹ Herrn Prof. Dr. Dr. h. c. W. E. ANKEL zum 75. Geburtstag gewidmet.

² In anderer Form als Vortrag gehalten auf der 44. Tagung der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde in München am 5. 9. 1970.

schiebung oder Merkmalsdivergenz, sondern der etwas weiter gefaßte Begriff Merkmalsdifferenz verwendet werden (vgl. SCHOENER 1965).

Mit den von mir genommenen Messungen an Sammlungsmaterial ist es bisher nicht möglich, außer dem trophischen Apparat und Flügel auch andere Organe und Leistungen der Fledermäuse zu diskutieren, in denen ebenfalls Merkmalsdifferenzen zu erwarten sind und die zum komplexen Bild der ökologischen Konkurrenz gehören.

Die Nahrung wird nicht allein nach dem Kriterium ihrer Größe ausgewählt (Beispiele bei CONSTANTINE 1970), sondern auch nach ihrem Geruch und Geschmack (EISENTRAUT 1950; KOLB 1961; ROSS 1967). Eine engere Korrelation zwischen Wellenlänge des verwendeten Ultraschalls und dem trophischen Apparat darf wohl angenommen werden, nachdem GOULD (1955) feststellte, daß die Größe der erbeuteten Insekten einer Wellenlänge des ausgesendeten Ultraschalls der jagenden Fledermaus-Art gleicht oder größer ist. Der trophische Apparat wird zweifellos auf diese Minimalgröße der Nahrungspartikel abgestimmt sein. ROSS (1967) konnte feststellen, daß im allgemeinen kleinere Fledermaus-Arten kleinere Beute aufnehmen; BAKER und BAKER (1936) sowie PIJL (1957) beobachteten, daß große Flughund-Arten größere Früchte fressen als kleine Flughund-Arten.

Theoretische Grundlagen

Bei einigen sympatrischen, kongenerischen Kleinsäugetern und Vögeln fand HUTCHINSON (1959) als Größenunterschied der kleineren zur jeweils größeren Art im Mittel die Proportion 1:1.28 (mit einer Streuung von 1.2–1.4) als Indikator für die Größenordnung der Differenz, damit sie als zwei nahverwandte Arten koexistieren können. Dies ist aber keinesfalls als ein Maß der Spezialisierung anzusehen, sondern es zeigt nur, wie ähnlich koexistierende Arten sich sind (KLOPFER und MACARTHUR 1961). Je mehr dieses Verhältnis sich dem Wert 1 nähert, um so geringer sind die Unterschiede in der Nahrungsaufnahme und den Nahrungspartikeln der betreffenden Arten, und um so größer sollte die Konkurrenz sein.

Wenn nun die Dimension des trophischen Apparates als korreliert mit der Dimension der Nahrungspartikel angenommen wird, sollten Größenunterschiede des trophischen Apparates in signifikanter Weise auch Unterschiede in der Natur der Nahrung reflektieren. Dies ist für einige Vogelarten mittels der Merkmalsdifferenzen der Schnabellänge belegt worden (HUTCHINSON 1965; SCHOENER 1965; ASHMOLE 1968). – An der afrikanischen Fledermaus *Nycticeius schlieffeni* habe ich beobachtet (KOCK 1969), daß Käfer von einer gewissen Größe an aufwärts nicht mehr gefressen werden können, die aber z. B. von der größeren *Scotophilus nigrita* noch leicht zerbissen werden. GOULD (1955) gibt eine Zusammenfassung der bekannten Beute von Fledermäusen, aus der einige Unterschiede in der Partikelgröße der Nahrung kongenerischer Arten ersichtlich sind.

Die beiden extremen Möglichkeiten für koexistierende Arten haben MACARTHUR und MACARTHUR (1961) erklärt: von zwei Tierarten kann jede ein verschiedenes Habitat besiedeln und dort ein breites Nahrungsspektrum nutzen, oder beide Arten leben in einem gemeinsamen Habitat und jede hat ein verschiedenes Nahrungsspektrum. Im ersten Falle sind nur geringe, im letzteren aber größere strukturelle Differenzen zwischen beiden Arten zu erwarten.

Artenmannigfaltigkeit in den Tropen

Die Zunahme der Artenzahl von den gemäßigten Breiten zu den Tropen innerhalb vieler Ordnungen oder Familien ist eine bekannte Tatsache; es sei unter den Säuge-

Tabelle 1

Zunahme der Artenzahl afrikanischer Chiropteren von den gemäßigten Breiten zu den Tropen

Gebiet	Artenzahl	mögliche Zunahme um	Autoren
<i>nördlich gemäßigt</i>			
Marokko	24	+ ?	PANOUSE 1951, 1953, 1955; HILL 1964
Tunesien	14	+ 2—3	AELLEN et STRINATI 1969
Ägypten	20	+ 1—2	HOOGSTRAAL 1962
<i>nördlich arid</i>			
Rio de Oro	0	+ 5—6	—
Libyen	7	+ 2—3	TOSCHI 1954; SETZER 1957; KOCK 1969
<i>Tropen</i>			
Zentral-Sudan	39	+ 3—5	KOCK 1969
Süd-Sudan	42	+ 4—6	KOCK 1969
Sudan	59	+ 4—6	KOCK 1969
Liberia	33	+10—15	KUHN 1965; PETERSON 1971
Kamerun-Berge	42	+ ?	EISENTRAUT 1963; HILL 1968
Fernando Po	20		EISENTRAUT 1964
Zaire	107		HAYMAN et al. 1966
Kenya	69	+ 2—5	HAYMAN 1967
Tanzania	53	+ 2—5	HAYMAN 1967
Zambia	55	+ 8—10	ANSELL 1960; KOOPMAN 1965; KOCK 1967
Süd-Afrika	41		ROBERTS 1951; ELLERMAN et al. 1953; HAYMAN 1967
<i>südlich arid</i>			
Botswana	30		SMITHERS 1968
Nord-Botswana	28		SMITHERS 1968
Süd-Botswana	11		SMITHERS 1968
<i>südlich gemäßigt</i>			
Kap-Provinz	25		ROBERTS 1951; ELLERMAN et al. 1953; HAYMAN 1967

tieren nur an die Soriciden, Primaten oder Boviden erinnert und gilt auch für die Chiropteren, für die hier eine Aufstellung nach neueren Arbeiten die Artenzunahme für einige afrikanische Gebiete belegt (Tab. 1). Weitere Angaben für die Tropen hat McNAB (1971) zusammengestellt.

Der von HUTCHINSON (1959) konstatierte Grad der Merkmalsdifferenz sympatrischer und kongenerischer Arten ist in den Tropen bedeutend geringer. KLOPFER und MACARTHUR (1961) fanden an vier Artengruppen den mittleren Wert 1.04 mit einer Streuung von 1.00—1.11. Dieser an Schnabellängen verschiedener Vogelarten ermittelte Befund führte zu dem Schluß: da in den Tropen entgegen der allgemeinen Ansicht nicht die Anzahl der ökologischen Nischen vermehrt sei (MACARTHUR und MACARTHUR 1961), müssen die dort zahlreicheren Tierarten eine stärkere Überlappung mit den Ansprüchen der Konkurrenz-Arten tolerieren können, oder der exklusive Teil der Nische ist reduziert; die betreffenden Arten sind also in ihren Ansprüchen weniger ausschließlich. Dies kann nur bei klimatischer Stabilität erreicht werden, die einen hohen Grad von Stabilität im Nahrungsangebot sichert. MACARTHUR (1965) gibt eine sehr ähnliche Erklärung für diese Erscheinung: Arten mit einer geringeren Merkmalsdifferenz als etwa 1.3 müssen verschiedene Nischen besetzt halten. Außer-

dem sollte die Merkmalsdifferenz allgemein geringer sein, wenn die Produktivität des Habitats hoch ist und die Jahreszeiten relativ einheitlich sind; die Artenzahl kann in einem Habitat dann zunehmen, wenn die Auswahl der Nischen feiner ist, was der bereits angeführten Nischen-Reduktion entspricht.

Von SIMPSON (1964) wurden diese Erklärungen als unzureichend abgelehnt, aber durch SHOENERS (1965) Korrelation der Merkmalsdifferenz mit der Partikelgröße und der Häufigkeit der Nahrung wurden die Erklärungsmöglichkeiten um einen Schritt weiter fortgeführt.

Unter den dargelegten Gesichtspunkten hat TAMSITT (1967) erstmals eine Fledermausfauna betrachtet. Er verglich sechs kolumbianische Artenpaare und bestätigte, daß multiple Nischenbesetzung oder Nischen-Reduktion für koexistierende Arten unter den klimatisch stabilen Bedingungen der Tropen auch für Chiropteren anzunehmen ist. In fünf Fällen war bei phänotypisch ähnlichen Fledermäusen die Merkmalsdifferenz des trophischen Apparates auf 1.06–1.16 reduziert. Für artenärmere Fledermausfaunen tropischer Inseln bestätigte McNAB (1971) ökologische Nischen-trennung durch Merkmalsdifferenzen in Gewichtsklassen und Körperlänge.

Ergebnisse

Eine Untersuchung meines sudanesischen Fledermausmaterials (KOCK 1969) zeigt, daß eine Reihe von Artenpaaren im trophischen Apparat Merkmalsdifferenzen unter 1.16 besitzen (Tab. 2), die bereits den Tropen entsprechen, obwohl die Aufsammlung nicht aus Gebieten mit relativer klimatischer Stabilität stammt (z. B. *Taphozous mauritanus* : *perforatus*; *Nycteris macrotis* : *thebaica* : *hispidus*; *Tadarida condylura* : *demonstrator* : *major*; *Pipistrellus rusticus* : *nanus*). Verwendet wurden dabei die Längen von oberer und unterer Zahnreihe sowie des Unterkiefers (Tab. 2), ohne jedoch die unterschiedliche Zahnstruktur innerhalb der Zahnreihen zu berücksichtigen, wodurch zweifellos weitere Differenzen gefunden werden können, die ebenfalls als Merkmalsdifferenzen zu bewerten sind.

Meine ursprüngliche Absicht, diese Befunde in größerem Umfang an afrikanische Chiropteren zu prüfen, scheiterte an der Tatsache, daß trotz einer größeren Zahl von Fledermaus-Bearbeitungen nur selten ausführliche Messungen von Serien publiziert wurden; so gibt es trotz des Auftretens konkurrierender Arten nur wenige „sympatrische“ Meßwerte. Ein weiteres Hindernis liegt darin, daß noch kaum etwas über die Lebens- und Jagdweisen afrikanischer Chiropteren bekannt ist, doch läßt sich durch geographisch verschiedene Häufigkeit und durch das Bild der geographischen Verbreitung in einigen Fällen ein Rückschluß auf gewisse Unterschiede im bevorzugten Lebensraum ziehen.

SCHOENER (1965) hatte bei seinen umfangreichen Untersuchungen von Vogelfaunen in den Tropen ebenfalls größere Werte der Merkmalsdifferenzen finden können, wie auch kleinere Differenzwerte außerhalb der Tropen, d. h. die Merkmalsdifferenzen müssen von anderen Faktoren abhängig sein. Neuerdings kommt KRZANOWSKI (1971) zu dem Ergebnis, daß für Chiropteren in gemäßigten Breiten (Europa) die aus Zahndimensionen errechneten Merkmalsdifferenzen für Erklärungen der Artenmannigfaltigkeit unzulänglich sind, da zu viele weitere Faktoren dabei unberücksichtigt bleiben. — Hier soll nun der Versuch dargestellt werden, weitere bisher ungenügend berücksichtigte Faktoren einzubeziehen.

A. Habitat und Nahrungsangebot

Nach SHOENERS (1965) Befunden treten größere Merkmalsdifferenzen (über 1.14) besonders auf faunenärmeren und kleineren Inseln auf. Zwei Fledermaus-Artenpaare bestätigen das im trophischen Apparat für Fernando Po (Tab. 2), *Rhinolophus*

Tabelle 2

Merkmalsdifferenzen kongenerischer Chiroptera

Taxonomische Veränderungen gegenüber den zitierten Autoren wurden nach KOOPMAN (1965), HAYMAN (1967) und KOCK (1969) vorgenommen

Artengruppen	Gebiet	n	UA	R	n	ObZ	R	n	UnZ	R	n	Ukf	R	Autor
Megachiroptera, Pteropidae:														
<i>Rousettus</i>														
<i>R. aegyptiacus</i>	Guinea	2	92.3		2	16.5		2	18.5		2	34.9		EISENTRAUT 1959a, 1965
<i>R. angolensis</i>		6	67.0	1.38	6	13.9	1.19	6	15.5	1.19	—	—		
<i>R. aegyptiacus</i>	Kamerun-Berg	31	94.7		29	17.0		28	18.7		29	35.0		EISENTRAUT 1959a, 1964, 1965
<i>R. angolensis</i>		20	77.5	1.22	20	16.1	1.06	20	17.9	1.05	20	32.2	1.07	
<i>R. aegyptiacus</i>	Fernando Po	11	94.0		11	17.0		11	18.9		11	34.6		EISENTRAUT 1964
<i>R. angolensis</i>		37	73.2	1.28	37	15.6	1.09	37	17.3	1.09	37	30.9	1.12	
<i>Scotonycteris</i>														
<i>S. ophiodon</i>	Liberia	1	73.8		1	11.9		1	—		1	29.5		NOVICK 1958; KUHN 1961
<i>S. zenkeri</i>		1	52.0	1.42	1	8.3	1.43	1	10.5	—	1	19.6	1.51	
<i>S. ophiodon</i>	Oda, Ghana	1	76.0		1	12.0		1	—		1	26.5		EISENTRAUT 1959b
<i>S. zenkeri</i>		1	52.0	1.46	1	7.9	1.52	—	—		—	—		
<i>S. ophiodon</i>	Kamerun	2	76.2		2	13.5		2	15.0		2	29.7		EISENTRAUT 1963
<i>S. zenkeri</i>		3	47.7	1.60	3	8.3	1.63	3	9.3	1.61	3	19.6	1.52	
Microchiroptera, Rhinopomidae:														
<i>Rhinopoma</i>														
<i>R. microphyllum</i>	Unter-Ägypten	16	67.0		16	7.3		15	8.2		15	14.8		KOCK 1969
<i>R. hardwicki</i>		15	56.0	1.20	8	6.0	1.22	9	6.7	1.22	9	12.2	1.21	

n = Anzahl der verwendeten Einzelmaße; UA = Unterarm-Länge; ObZ = maxillare Zahnreihen-Länge; UnZ = mandibulare Zahnreihen-Länge; Ukf = Mandibel-Länge; R = Merkmalsdifferenz.

Tabelle 2 (Fortsetzung)

Artengruppen	Gebiet	n	UA	R	n	ObZ	R	n	UnZ	R	n	Ukf	R	Autor		
<i>R. microphyllum</i>	Nuba Mts.	6	72.5	1.26	6	7.4	1.23	6	8.3	1.19	6	15.4	1.23	KOCK 1969		
<i>R. bardwicki</i>		19	57.7		19	6.0		19	7.0		19	12.5				
Emballonuridae:																
<i>Taphozous</i>	Sudan	21	73.1	1.20	21	10.6	1.25	21	12.6	1.22	21	21.0	1.23	KOCK 1969		
<i>T. nuditarsis</i>		4	61.0		4	8.5		4	10.3		4	17.1				
<i>T. mauritanus</i>		13	61.5		13	8.3		13	9.6		13	15.8			13	1.08
<i>T. perforatus</i>																
Nycteridae:																
<i>Nycteris</i>		—	46—49	—	1	7.8	—	1	9.0	—	1	14.3	—	MONARD 1939		
<i>N. macrotis</i>	Port. Guinea	—	40—43	1.15	1	5.9	1.32	—	—	—	1	11.0	1.30			
<i>N. thebaica</i>		—	39—42	1.02	1	5.5	1.07	1	6.5	—	1	10.2	1.08			
<i>N. hispida</i>																
<i>N. macrotis</i>	Guinea	2	48.2	1.17	2	7.5	1.23	2	7.8	1.20	2	13.8	1.18	EISENTRAUT u. KNORR 1957		
<i>N. thebaica</i>		6	41.1		6	6.1		6	6.5		6	11.7				
<i>N. grandis</i>	Mt. Nimba	1	56.0	1.44	1	9.4	1.62	1	10.3	1.66	1	17.6	1.59	ALLEN 1963		
<i>N. hispida</i>		2	38.8		2	5.8		2	6.2		2	6.2				
<i>N. grandis</i>	Liberia	1	58.5	1.20	1	9.6	1.26	1	11.3	1.28	1	18.6	1.30	KUHN 1962		
<i>N. macrotis</i>		7	48.7		5	7.6		5	8.8		5	14.3				
<i>N. intermedia</i>		1	37.5		1	6.2		1	7.1		1	12.0			1	1.19
<i>N. hispida</i>		1	41.0		1	5.9		1	6.9		1	11.3			1	1.06
<i>N. grandis</i>	Kamerun-Berg	1	63.6	1.34	—	—	1.09	—	—	1.06	—	—	1.03	EISENTRAUT 1963		
<i>N. major</i>		3	47.4		2	7.5		2	8.5		2	14.3				
<i>N. arge</i>		4	44.3		3	6.9		3	8.0		3	13.8			3	1.08
<i>N. intermedia</i>		4	37.7		3	6.9		3	7.3		3	12.8			3	1.08
<i>N. hispida</i>		3	40.5		3	5.9		3	6.7		3	11.4			3	1.12

n = Anzahl der verwendeten Einzelmaße; UA = Unterarm-Länge; ObZ = maxillare Zahnreihen-Länge; UnZ = mandibulare Zahnreihen-Länge; Ukf = Mandibel-Länge; R = Merkmalsdifferenz.

Tabelle 2 (Fortsetzung)

Artengruppen	Gebiet	n	UA	R	n	ObZ	R	n	UnZ	R	n	Ukf	R	Autor
<i>N. macrotis</i>	Nuba-Berge	1	44.8		1	6.8		1	7.7		1	13.0		KOCK 1969
<i>N. thebaica</i>		1	43.7	1.03	1	6.1	1.11	1	6.6	1.17	1	11.9	1.09	
<i>N. hispida</i>		25	39.7	1.10	18	5.4	1.13	18	6.2	1.06	18	11.1	1.07	
<i>N. macrotis</i>	NE-Tanzania	25	48.7		25	7.4		25	7.9		25	—		KULZER 1962
<i>N. hispida</i>		4	41.3	1.18	4	6.3	1.14	4	6.7	1.18	4	—	—	
<i>N. thebaica</i>		1	41.0	1.01	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
Rhinolophidae:														
<i>Rhinolophus</i>														
<i>R. macclaudi</i>	Guinea	6	65.1		6	10.5		6	11.2		6	19.8		ALLEN 1956
<i>R. fumigatus</i>		1	52.5	1.24	1	8.5	1.24	1	9.8	1.14	1	16.7	1.19	
<i>R. landeri</i>		9	44.6	1.18	9	7.5	1.13	9	8.1	1.21	9	13.3	1.26	EISENTRAUT 1960
<i>R. denti</i>		5	39.1	1.14	5	5.9	1.27	5	6.1	1.33	5	10.6	1.25	
<i>R. alcyone</i>	Kamerun-Berg	7	51.1		6	8.7		6	9.4		6	15.5		EISENTRAUT 1963
<i>R. aliticolus</i>		31	45.5	1.12	22	6.7	1.30	22	6.9	1.36	22	12.0	1.29	
<i>R. landeri</i>		11	43.3	1.05	11	6.6	1.02	11	7.1	0.97	11	12.2	0.98	
<i>R. alcyone</i>	Fernando Po	6	52.5		6	8.9		6	9.8		6	15.8		EISENTRAUT 1964
<i>R. landeri</i>		2	42.5	1.24	2	6.6	1.35	2	7.5	1.32	2	11.6	1.36	
<i>R. bildebrandti</i>	ostaf. Küste	2	62.7		2	9.8		2	10.2		2	—		KULZER 1959
<i>R. clivovus</i>		1	53.1	1.18	1	8.9	1.10	1	9.5	1.07	1	—	—	
<i>R. fumigatus</i>		1	51.7	1.03	1	7.5	1.19	1	8.2	1.16	1	—	—	
<i>R. landeri</i>		1	43.0	1.20	1	6.6	1.14	1	6.8	1.21	1	—	—	
Hipposideridae:														
<i>Hipposideros</i>														
<i>H. caffer guineensis</i>	Senegal	2	49.3		2	7.2		2	—		2	—		ALLEN 1956b
<i>H. c. thepbrus</i>		1	45.0	1.10	1	5.6	1.46	1	—	—	1	—	—	

n = Anzahl der verwendeten Einzelmaße; UA = Unterarm-Länge; ObZ = maxillare Zahnreihen-Länge; UnZ = mandibulare Zahnreihen-Länge; Ukf = Mandibel-Länge; R = Merkmalsdifferenz.

Tabelle 2 (Fortsetzung)

Artengruppen	Gebiet	n	UA	R	n	ObZ	R	n	UnZ	R	n	Ukf	R	Autor
<i>H. commersoni</i>		—	—	—	4	11.7	—	4	14.8	—	4	25.0	—	VEIGA-FERREIRA 1949
<i>H. cyclops</i>	Port. Guinea	1	70.0	—	1	9.9	1.18	—	—	—	1	19.3	1.30	
<i>H. abae</i>		1	63.7	1.10	—	—	—	1	9.7	—	1	15.7	1.23	
<i>H. caffer</i>		—	—	—	2	5.2	—	1	6.0	1.62	1	9.9	1.59	
<i>H. abae</i>	Guinea	3	62.5	—	3	9.3	—	3	10.1	—	3	17.1	—	AELLEN 1956a,
<i>H. caffer</i>		17	46.8	1.34	17	6.9	1.35	17	7.3	1.38	17	12.1	1.41	EISENTRAUT
<i>H. jonesi</i>		7	44.6	1.05	7	6.0	1.15	7	6.3	1.16	7	10.6	1.14	u. KNORR 1957
<i>H. caffer</i>	Mt. Nimba	8	52.3	—	8	7.2	—	7	7.8	—	7	12.7	—	AELLEN 1963
<i>H. marisae</i>		4	40.8	1.28	4	5.0	1.44	4	5.3	1.47	4	9.3	1.37	
<i>H. cyclops</i>	Liberia	1	—	—	1	10.4	—	1	12.4	—	1	19.2	—	KUHN 1962
<i>H. caffer</i>		11	50.5	—	10	6.8	1.53	10	8.1	1.53	10	12.3	1.57	
<i>H. camerunensis</i>		17	75.2	—	9	10.9	—	9	12.2	—	9	20.6	—	EISENTRAUT 1963
<i>H. cyclops</i>	Kamerun-Berg	12	63.5	1.18	10	9.8	1.11	10	11.0	1.11	10	18.5	1.11	
<i>H. caffer</i>		22	50.0	1.27	21	7.0	1.40	21	7.4	1.49	21	12.3	1.50	
<i>H. beatus</i>		4	43.0	1.16	3	5.9	1.19	2	6.1	1.21	2	10.2	1.21	
<i>H. caffer</i>	Fernando Po	16	48.3	—	16	6.8	—	16	7.4	—	16	11.7	—	EISENTRAUT 1964
<i>H. curtus</i>		1	44.5	1.09	1	5.5	1.24	1	5.8	1.28	1	10.0	1.17	
<i>H. commersoni</i>		1	104.0	—	1	10.5	—	1	15.5	—	1	24.4	—	ALLEN, LANG u. CHAPIN 1917
<i>H. cyclops</i>		10	68.0	1.53	6	10.1	1.34	6	11.0	1.41	6	19.0	1.28	
<i>H. abae</i>	NE-Kongo	35	57.9	1.17	—	8.2	1.23	—	9.4	1.17	—	14.0	1.36	
<i>H. caffer niapu</i>		10	54.7	1.06	1	6.6	1.24	1	7.2	1.31	4	12.4	1.13	
<i>H. c. centralis</i>		6	49.3	1.11	5	6.1	1.08	6	7.0	1.03	6	11.4	1.09	
<i>H. nanus</i>		1	43.4	1.14	1	5.2	1.17	1	5.7	1.23	1	9.5	1.20	
<i>H. ruber</i>	Nuba-Berge	1	50.0	—	1	6.7	—	1	7.5	—	1	12.4	—	KOCK 1969
<i>H. caffer</i>		17	45.4	1.10	17	5.3	1.26	17	6.4	1.17	17	10.6	1.17	

n = Anzahl der verwendeten Einzelmäße; UA = Unterarm-Länge; ObZ = maxillare Zahnreihen-Länge; UnZ = mandibulare Zahnreihen-Länge; Ukf = Mandibel-Länge; R = Merkmalsdifferenz.

Tabelle 2 (Fortsetzung)

Artengruppen	Gebiet	n	UA	R	n	ObZ	R	n	UnZ	R	n	Ukf	R	Autor
Molossidae:														
<i>Tadarida</i>														
<i>T. (M.) condylura</i>	Senegal	1	49.0		1	7.4								ALLEN 1956b
<i>T. (Cb.) pumila</i>		5	36.3	1.35	2	5.8	1.28							
<i>T. (M.) condylura</i>	Port. Guinea	47—49.6			2	7.4		2	8.1		2	13.6		VEIGA-FERREIRA 1949
<i>T. (Cb.) pumila</i>		34—37.6	1.35		2	6.1	1.21	2	6.5	1.25	2	10.4	1.31	
<i>T. (M.) condylura</i>	Port. Guinea	—			3	8.6		3	9.0		3	14.1		MONARD 1939
<i>T. (Cb.) pumila</i>		1	37.0	—	1	6.6	1.30	1	6.6	1.36	1	9.1	1.55	
<i>T. (M.) condylura</i>	Zentral-Sudan u.	5	47.6		5	7.6		5	8.6		5	14.6		KOCK 1969
<i>T. (M.) demonstrator</i>		1	40.5	1.18	1	7.3	1.04	1	8.4	1.02	1	14.1	1.04	
<i>T. (Cb.) major</i>	Blauer Nil	13	42.0	0.96	13	7.0	1.04	13	7.6	1.11	13	12.8	1.10	
<i>T. (Cb.) pumila</i>		10	34.7	1.21	10	5.9	1.17	10	6.3	1.21	10	10.6	1.21	
<i>T. (M.) midas</i>		6	60.6		1	10.1		1	11.5		1	18.0		ALLEN, LANG u. CHAPIN 1917
<i>T. (M.) congicus</i>		15	55.8	1.09	2	8.8	1.15	1	9.7	1.19	1	15.8	1.14	
<i>T. (M.) niangarae</i>		1	52.0	1.07	1	8.2	1.06	1	9.4	1.03	1	16.0	0.99	
<i>T. (M.) demonstrator</i>	NE-Kongo	1	43.5	1.20	1	7.6	1.08	1	8.7	1.08	1	14.0	1.14	
<i>T. (M.) leonis</i>		17	38.0	1.14	3	6.9	1.10	3	7.7	1.13	3	12.7	1.10	
<i>T. (M.) thersites</i>		4	38.0	1.00	1	6.9	1.00	1	7.4	1.04	1	13.4	0.95	
<i>T. (M.) nanula</i>		6	28.0	1.36	1	6.1	1.13	1	6.8	1.09	1	11.2	1.20	
<i>T. (Cb.) nigeriae</i>		1	46.6		1	6.8		1	—		1	—		ALLEN, LANG u. CHAPIN 1917
<i>T. (Cb.) major</i>	NE-Kongo	23	42.0	1.11	1	6.7	1.01	1	7.6	—	1	12.3	—	
<i>T. (Cb.) russata</i>		24	44.6	0.94	1	6.4	1.05	1	7.0	1.09	1	12.2	1.01	
<i>T. (M.) condylura</i>	Kiboko,	2	46.4		2	7.7		2	—		2	—		KULZER 1959
<i>T. (Cb.) pumila</i>	Kenya	12	38.4	1.21	12	6.7	1.18	12	—	—	12	—	—	
<i>T. (M.) condylura</i>	Lembeni,	1	46.5		1	7.3		1	8.2		1	—		KULZER 1962
<i>T. (Cb.) pumila</i>	Tanzania	8	37.7	1.23	8	6.3	1.16	8	6.8	1.21	8	—	—	

n = Anzahl der verwendeten Einzelmaße; UA = Unterarm-Länge; ObZ = maxillare Zahnreihen-Länge; UnZ = mandibulare Zahnreihen-Länge; Ukf = Mandibel-Länge; R = Merkmalsdifferenz.

Tabelle 2 (Fortsetzung)

Artengruppen	Gebiet	n	UA	R	n	ObZ	R	n	UnZ	R	n	Ukf	R	Autor
Vespertilionidae:														
<i>Eptesicus</i>		1	35.0		1	4.7		1	5.1		1	9.9		ALLEN 1956b
<i>E. rendalli</i>	Senegal	1	27.0	1.30	1	3.5	1.34	1	3.9	1.31	1	7.8	1.27	
<i>E. guineensis</i>														
<i>Pipistrellus</i>														
<i>P. rusticus</i>	Nuba-Berge	2	26.1		2	3.9		2	4.5		2	8.2		KOCK 1969
<i>P. nanus</i>		3	27.0	0.97	3	3.6	1.08	3	3.9	1.15	3	7.3	1.12	
<i>Scotophilus</i>														
<i>S. gigas</i>	Nuba-Berge	3	84.3		3	10.7		3	11.9		3	22.3		KOCK 1969
<i>S. migrita</i>		40	49.6	1.70	29	6.4	1.67	30	7.4	1.61	30	13.6	1.64	

n = Anzahl der verwendeten Einzelmaße; UA = Unterarm-Länge; ObZ = maxillare Zahnreihen-Länge; UnZ = mandibulare Zahnreihen-Länge; Ukf = Mandibel-Länge; R = Merkmalsdifferenz.

alcyone : *landeri* (über 1.32) und *Hipposideros* *caffer* : *curtus* (über 1.24); entgegen steht dem jedoch ein weiterer Fall von der gleichen Insel, *Rousettus aegyptiacus* : *angolensis* (1.09), in dem aber die biologischen Daten eine Habitatdifferenz wahrscheinlich machen (EISENTRAUT 1963, 1964) und die beiden Arten durch unterschiedliche Knickung der Schädellängsachse völlig verschiedene Kauapparate besitzen (STORCH mündl. Mitt.).

Weiterhin folgerte SCHOENER (1965), daß große Merkmalsdifferenzen im trophischen Apparat innerhalb solcher taxonomischer Gruppen zu finden sind, die anscheinend von relativ seltener Nahrung leben und sich das Nahrungsspektrum teilen, bzw. dann große Merkmalsdifferenzen aufweisen, wenn die Körperdimension relativ groß ist im Verhältnis zur Häufigkeit der Nahrung (vgl. auch FINDLEY und JONES 1967).

Unter afrikanischen Chiropteren (Tab. 2) fanden sich größere Merkmalsdifferenzen (über 1.14) in Westafrika bei *Rousettus aegyptiacus* : *angolensis* (1.19) und in der Gattung *Scotonycteris* (1.43–1.63), sowie unter den Microchiropteren in Kordofan bei *Rhinopoma* (1.19–1.23), im Gebiet des Golfs von Guinea bei *Rhinolophus* (bis 1.36), in Westafrika und Kordofan bei *Hipposideros* (bis 1.46) und in Kordofan bei *Scotophilus* (1.67).

SCHOENERS Aussage kann für *Rhinopoma*, *Hipposideros* und *Scotophilus* akzeptiert werden, da die betreffenden Arten die größeren Merkmalsdifferenzen jeweils in den Grenzgebieten ihrer Gesamtverbreitung aufweisen, wo die Nahrung ein Minimalfaktor werden kann; *Scotophilus* besitzt zudem carnivore Tendenzen (KOCK 1969).

Bei einer ganzen Anzahl weiterer Fälle größerer Merkmalsdifferenzen in den Gattungen

Hipposideros, *Nycteris*, *Tadarida* (*Mops* und *Chaerephon*) sowie *Eptesicus* liegt die Ursache dafür zweifellos darin begründet, daß noch nicht alle kongenerischen Arten dieser Gattungen in den betreffenden Lokalfaunen nachgewiesen wurden.

Umgekehrt gilt SCHOENERS Folgerung, daß nur kleine Merkmalsdifferenzen (unter 1.14) ausgebildet sind, wenn die Nahrung im Vergleich zur Körperdimension häufiger ist. Geringe Merkmalsdifferenzen zeigt *Pipistrellus* (Nuba-Berge) und in Teilen des Verbreitungsareals auch *Rousettus*. Jedoch sind viel wahrscheinlicher im ersten Fall verschiedene Habitatpräferenzen in der Vegetationsdichte, in letzterem außer in der Höhenlage vielmehr Konstruktionsunterschiede im gesamten Schädel die Ursache für eine relativ konkurrenzlose Sympatrie, wie es den von MACARTHUR und MACARTHUR (1961) gezeigten Möglichkeiten entspricht.

Mit zunehmender Größe der Nahrungspartikel nimmt ihre gesamte Biomasse langsam ab; es ist daher zu erwarten, daß die größer dimensionierten Arten eine räuberisch lebenden Gruppe, die diesen Teil des weniger häufigen Nahrungsspektrums nutzen, unter sich größere Merkmalsdifferenzen entwickeln, um in ihrem spezifischen Nahrungsspektrum relativ konkurrenzlos zu sein (SCHOENER 1965). Größere Differenzen (über 1.14–1.15) zwischen größeren Arten und kleine Differenzen (unter 1.14–1.15) zwischen kleineren Arten einer Gattung fanden sich erwartungsgemäß bei *Taphozous* (1 ×), *Nycteris* (3 ×), *Rhinolophus* (2 ×), *Hipposideros* (1 ×) und *Tadarida* (*Mops*) (1 ×).

Der umgekehrte Fall mit geringeren Merkmalsdifferenzen zwischen den größeren als den kleineren Arten (gefunden bei *Rhinolophus* an der ostafrikanischen Küste, *Hipposideros* am Kamerun-Berg und *Tadarida* am Blauen Nil), hat wiederum eindeutig seine Ursache in der unvollständigen Kenntnis der untersuchten lokalen Artenvergesellschaftungen. Dort sind weitere Arten der betreffenden Gattungen zu erwarten; um welche es sich handeln kann, läßt sich mitunter aus den Verbreitungsbildern der verwandten Arten schließen.

B. Flügelstruktur und Nahrungserwerb

Betrachtet man nun als weiteren Schritt die Konstanz der Merkmalsdifferenz im trophischen Apparat (die nur auf Grund der Zahnreihen-Längen ermittelt wurde) zusammen mit der wichtigen Struktur Flügel bei kongenerischen Arten (hier an der Unterarmlänge vorgenommen), zeigen sich Unterschiede, die nicht mit dem Nahrungsangebot erklärt werden müssen.

Vorausgesetzt ist dabei, daß abgesehen von Größenunterschieden der Flugfläche die aerodynamisch wichtige Flügelform und Schultergürtelstruktur wenigstens gattungstypisch ist. Gattungsverschiedenheiten im Jagdflug, die an den Flügeldimensionen auch taxonomisch faßbar sind, schildert EISENTRAUT (1936), ein Beispiel für intragenerische Unterschiede im Flugverhalten gibt STRUHSÄKER (1961).

Es finden sich bei einigen der untersuchten Gruppen (Tab. 2) größere Merkmalsdifferenzen im trophischen Apparat kombiniert mit kleineren des Unterarms. Das ist der Fall bei *Taphozous mauritianus*: *perforatus* = 1.08 (troph. App.) vs. 0.99 (Flügel) im Sudan, *Nycteris intermedia*: *hispidus* = 1.17 vs. 0.91 in Liberia und am Kamerun-Berg, *Nycteris macrotis*: *thebaica* = 1.32 vs. 1.15 in Guinea, *Rhinolophus landeri*: *denti* = 1.33 vs. 1.14 in Guinea, *Rh. alcyone*: *alticolus* = ~ 1.32 vs. 1.12 am Kamerun-Berg, *Hipposideros caffer guineensis* (= *ruber*): *H.c. tephros* = 1.46 vs. 1.10 im Senegal, *H. ruber*: *caffer* = 1.26 vs. 1.10 in Kordofan, *H. caffer*: *curtus* = ~ 1.23 vs. 1.09 auf Fernando Po.

Diese Differenzen lassen zwei Erklärungen zu: einmal wird mit ähnlicher Flugfähigkeit in stärker verschiedenem Habitat (Vegetationsdichte) gejagt (Unterarm-Differenzen 1.00 und kleiner), zum anderen im gleichen Habitat ein anderes grup-

penspezifisches Nahrungsspektrum genutzt, ohne daß eine Nischenreduktion erfolgt. *T. perforatus* und *N. hispida* mit relativ längeren Unterarmen sind stärker in offenen Gebieten verbreitet, *T. mauritanus* und *N. intermedia* mehr in vegetationsreicheren. Die Nahrungsproduktion eines Habitats darf nicht undifferenziert als angebotene Nahrungsmasse betrachtet werden, sondern diese muß auch in ihrem Verhalten berücksichtigt werden. Eine sehr schnell jagende Fledermaus wird nicht kriechende oder sitzende Insekten aufnehmen, eine langsam fliegende hingegen z. B. keine schnellen SpHINGIDEN fangen. So finden sich bei den langsam fliegenden Gattungen *Nycteris*, *Rhinolophus* und *Hipposideros* mit weniger Differenzierungen des Flugvermögens vielmehr Größen-Aufteilungen eines gruppenspezifischen Nahrungsspektrums, was keine Habitatdifferenzen erfordert, d. h. geringe Differenzen im Flugapparat sind kombiniert mit größeren im trophischen.

Andererseits zeigen geringe Differenzen im trophischen Apparat und eine größere im Flügel die Gattung *Rousettus* und die Molossidae: *R. aegyptiacus* : *angolensis* = 1.05–1.19 (troph. App.) vs. 1.22–1.38 (Flügel), *Tadarida (Mops) condylura* : *demonstrator* = ~ 1.03 vs. 1.18, *T. (M.) niangarae* : *demonstrator* = ~ 1.10 vs. 1.20, *T. (M.) thersites* : *nanula* = ~ 1.14 vs. 1.36. Die stärkeren Merkmalsdifferenzen im Flugorgan lassen auf verschiedenartige Flugleistungen während des Jagdfluges schließen, wobei intensivere Nutzung eines kleineren Areals einer weniger intensiven Ausbeutung eines größeren Areals gegenüberstehen kann; so wird die Konkurrenz gemindert. *Rousettus aegyptiacus* ist weiter verbreitet und wird häufiger in offenen Habitats gefangen als *R. angolensis*, der auf bedeutend vegetationsreichere Gebiete beschränkt ist. Für die allgemein hochfliegenden Molossiden ist eine andere Erklärung zu suchen. Wenn auch durch stärkere Merkmalsdifferenzen im Flugorgan verschieden große Jagdareale vermutet werden können, so wird die mit höherer Geschwindigkeit fliegende Art ein anderes Nahrungsspektrum bejagen, welches die langsamer fliegende Art weniger gut erfaßt. Dabei sind die Unterschiede geringer in der Partikelgröße der Nahrung, sondern stärker in der Flugweise der Insekten.

C. Konsistenz der Nahrung

In einigen Fällen zeigen sich Merkmalsdifferenzen der oberen oder unteren Zahnreihe um 1.14 kombiniert mit geringeren oder größeren Merkmalsdifferenzen des Unterkiefers. Geringere Differenzen im Unterkiefer zeigen: *Nycteris macrotis* : *thebaica* = 1.17 (UnZ) vs. 1.09 (Ukf); *N. thebaica* : *hispida* = 1.13 (ObZ) vs. 1.07; *Rhinolophus alticolus* : *landeri* = 1.02 (ObZ) vs. 0.98; *Hipposideros abae* : *caffer* = 1.31 (UnZ) vs. 1.13 im Kongo.

Größere Differenzen im Unterkiefer zeigen: *Rhinolophus fumigatus* : *landeri* = 1.13 (ObZ) vs. 1.26 (Ukf); *Hipposideros commersoni* : *cyclops* = 1.18 (ObZ) vs. 1.30; *H. cyclops* : *abae* = 1.17 (UnZ) vs. 1.36; *Tadarida (Mops) thersites* : *nanula* = 1.09 (UnZ) vs. 1.20.

STORCH (1968) schildert die unabhängig von der systematischen Stellung durch die gleiche Ernährungsweise bedingten Änderungen der relativen Kaumuskelgewichte; er faßt die Befunde über morphologische Veränderungen am Kieferapparat zusammen, die durch eine unterschiedliche Ernährung bei der gleichen Tierart und auch während der ontogenetischen Entwicklung einer Art bedingt sind.

Bei der in der Taxonomie verwendeten Unterkiefer-Länge haben wir durch Einschluß des Processus angularis einen groben Meßwert, um ernährungsbedingte morphologische Unterschiede zwischen nahverwandten Arten zu erkennen, da der Processus angularis erwiesenermaßen von ernährungsbedingten Abänderungen erfaßt wird. Da das Maß „Unterkiefer-Länge“ weder Unterschiede in Form oder Stellung

des Processus angularis noch die Gestalt des Processus coronoideus berücksichtigen kann, darf es in dieser Betrachtung nur als eine grobe Richtschnur angesehen werden. Es kann aber angenommen werden, daß Längenunterschiede der Mandibeln bei relativ ähnlichen Zahnreihenlängen auch ernährungsbiologische Unterschiede belegen, da die Kraffteinwirkung beim Kauakt jeweils verschieden sein muß.

Es war oben ausgeführt worden, daß bei Merkmalsdifferenzen um 1.14 verwandte Arten sich in ihren Ansprüchen überlappen oder ein verschiedenes Habitat besiedeln müssen. Unter Berücksichtigung weiterer Merkmalsdifferenzen in den Zahnreihenlängen und den Mandibel-Längen erscheint es jedoch wahrscheinlicher, daß eine Nischenreduktion vorliegt, da in diesen Fällen bei Aufnahme vergleichbar großer Nahrungspartikel eine Fledermaus-Art die weicheren, die andere die härteren Beutestücke der gleichen Größenklasse besser zerbeißen kann. Es erfolgt also eine ökologische Trennung nach der physikalischen Konsistenz der Nahrung.

Zusammenfassung

Es wird festgestellt, daß kongenerische afrikanische Chiropteren den überwiegend aus der Vogelökologie entwickelten Modellvorstellungen über die Ermöglichung der Artenmannigfaltigkeit entsprechen. Geringe Merkmalsdifferenzen im trophischen Apparat sind aber außerhalb der Tropen öfters mit Habitatdifferenzen verbunden, innerhalb der Tropen mit ihrem stabilen Nahrungsangebot finden sich geringe Merkmalsdifferenzen häufiger verbunden mit einer Nischenreduktion durch spezialisiertere Nutzung der Nahrung. Wenn auch die Voraussetzungen für die Artenmannigfaltigkeit der Tropen nicht weiter analysiert werden können, so zeigen die Chiroptera jedoch weitere Merkmalsdifferenzen, die eine feinere Aufteilung des Nahrungsangebotes ermöglichen.

Außer der Partikelgröße der Nahrung ist dabei das Verhalten und die Beschaffenheit der Nahrung von Bedeutung, was sich in Merkmalsdifferenzen der Flügeldimension, des Unterkiefers und der Zahnreihen der Fledermaus-Arten ausdrückt.

Summary

Character differences in tropical bats

The findings of a study of congeneric African Chiroptera support the model-conceptions resulting mainly from bird ecology studies. Smaller character differences of the trophic apparatus outside of tropical areas are more often combined with habitat separation, within the tropics with a stable food production more often a niche reduction by specialized food selection is found. The causes of tropical species diversity could not be explained beyond what is known, but Chiroptera demonstrate additional character differences, which enable a finer food partitioning. Besides particle size of food, the behaviour and consistency of prey is of significance, expressed in character differences of wing dimension, mandible and tooth rows of bat species.

Literatur

- AELLEN, V. (1956 a): Speologica africana. Chiroptères des grottes de Guinée. Bull. Inst. franç. Afr. Noire, (A) 18, 884—894.
 — (1956 b): Le Parc National du Niokolo-Koba. Mém. Inst. franç. Afr. Noire, 48, 23—34.
 — (1963): La réserve naturelle intégrale du Mont Nimba. 29. Chiroptères. Mém. Inst. franç. Afr. Noire, 66, 629—638.
 AELLEN, V.; STRINATI, P. (1969): Liste des chiroptères de la Tunisie. Rev. suisse Zool., 76, 421—431.
 ALLEN, J. A.; LANG, H.; CHAPIN, J. P. (1917): The American Museum Congo Expedition collection of bats. Bull. Amer. Mus. nat. Hist., 37, 405—563.
 ANSELL, W. F. H. (1960): Mammals of Northern Rhodesia. Lusaka: Govt. Printer.
 ASHMOLE, N. P. (1968): Body size, prey size, and ecological segregation in five sympatric tropical terns (Aves: Laridae). Syst. Zool., 17, 292—304.
 BAKER, J. R.; BAKER, Z. (1936): The seasons in a tropical rain-forest (New Hebrides). 3. Fruit-bats (Pteropidae). J. Linn. Soc. (Zool.), 40, 123—141.

- BROWN, W. L.; WILSON, E. O. (1956): Character displacement. *Syst. Zool.*, **5**, 49—64.
- CONSTANTINE, D. G. (1970): Bats in relation to the health, welfare, and economy of man. In: W. A. WIMSATT (ed.): *Biology of bats*, II. New York, London: Academic Press.
- EISENTRAUT, M. (1936): Beitrag zur Mechanik des Fledermausfluges. *Z. wiss. Zool.*, **148**, 159 bis 188.
- (1950): Die Ernährung der Fledermäuse (Microchiroptera). *Zool. Jb. Syst. Ökol. Tiere*, **79** (1—2), 114—177.
- (1959 a): Der Rassenkreis *Rousettus aegyptiacus* E. Geoffr. *Bonn. zool. Beitr.*, **10**, 218 bis 235.
- (1959 b): Zur Kenntnis der westafrikanischen Flughundgattung *Scotonycteris*. *Bonn. zool. Beitr.*, **10**, 298—309.
- (1960): Zwei neue Rhinolophiden aus Guinea. *Stuttgart. Beitr. Naturkde.*, **39**, 1—7.
- (1963): Die Wirbeltiere des Kamerungebirges. Hamburg, Berlin: P. Parey.
- (1964): La faune de chiroptères de Fernando Po. *Mammalia*, **28**, 529—552.
- (1965): Der Rassenkreis *Rousettus angolensis* (Bocage). *Bonn. zool. Beitr.*, **16**, 1—6.
- EISENTRAUT, M.; KNORR, H. (1957): Les chauves-souris cavernicoles de la Guinée Française. *Mammalia*, **21**, 321—340.
- ELLERMAN, J. R.; MORRISON-SCOTT, T. C. S.; HAYMAN, R. W. (1953): Southern African mammals 1758 to 1951. London: Brit. Mus. (Nat. Hist.).
- FINDLEY, J. S.; JONES C. (1967): Taxonomic relationships of bats of the species *Myotis fortidens*, *M. lucifugus* and *M. occultus*. *J. Mammal.* **48**, 429—444.
- GOULD, E. C. (1955): The feeding efficiency of insectivorous bats. *J. Mammal.*, **36**, 399—407.
- HAYMAN, R. W. (1967): Preliminary identification manual for African mammals. 11. Chiroptera. *Smiths. Inst., U. S. Natl. Mus. Washington*.
- HAYMAN, R. W.; MISONNE, X.; VERHEYEN, W. (1966): The bats of the Congo and of Rwanda and Burundi. *Ann. Mus. r. Afr. centr., Sci. zool.*, **154**.
- HILL, J. E. (1964): Notes on a collection of bats from Figuig, Morocco. *Mammalia*, **28**, 83 to 87.
- (1968): Bats from the Cameroons, with the description of a new species of *Pipistrellus*. *Bonn. zool. Beitr.*, **19**, 43—48.
- HOOGSTRAAL, H. (1962): A brief review of the contemporary land mammals of Egypt (including Sinai). 1. Insectivora and Chiroptera. *J. egypt. publ. Hlth. Ass.*, **37**, 143—162.
- HUTCHINSON, G. E. (1959): Homage to Santa Rosalia, or, why are there so many kinds of animals? *Amer. Nat.*, **93**, 145—159.
- (1965): *The ecological theater and the evolutionary play*. New Haven, London.
- KLOPFER, P. H.; MACARTHUR, R. H. (1961): On the causes of tropical species diversity: niche overlap. *Amer. Nat.*, **95**, 223—226.
- KOCK, D. (1967): Ein Nachweis von *Myotis welwitschi* und der Status von *Myotis venustus* (Mammalia, Chiroptera). *Senck. biol.*, **48**, 319—325.
- (1969): Die Fledermaus-Fauna des Sudan. *Abh. senckenberg. naturf. Ges.*, **521**, 1—238.
- (1972): Fruit-bats and bat-flowers. *Bull. E. Afr. nat. Hist. Soc.* **7**, 123—126.
- KOLB, A. (1961): Sinnesleistungen einheimischer Fledermäuse bei der Nahrungsaufnahme und Nahrungsauswahl auf dem Boden und in der Luft. *Z. vergl. Physiol.*, **44**, 550—564.
- KOOPMAN, K. F. (1965): Status of forms described or recorded by J. A. ALLEN. In: *The American Museum Congo Expedition Collection of bats*. *Amer. Mus. Novit.*, **2219**, 1—34.
- (1966): Taxonomic and distributional notes on Southern African bats. *Puku* **4**, 155—165.
- KRZANOWSKI, A. (1791): Niche and species diversity in temperate zone bats (Chiroptera). *Acta zool. Cracov.*, **16**, 683—694.
- KUHN, H. J. (1961): *Scotonycteris zenkeri* Matschie, 1894 in Liberia. *Bonn. zool. Beitr.* **12**, 231—234.
- (1962): Zur Kenntnis der Microchiropteren Liberias. *Zool. Anz.*, **168**, 179—187.
- (1965): A provisional check-list of the mammals of Liberia. *Senck. biol.*, **46**, 321—340.
- KULZER, E. (1959): Fledermäuse aus Ostafrika. *Zool. Jb. Syst.*, **87**, 13—42.
- (1962): Fledermäuse aus Tanganyika. *Z. Säugetierkunde* **27**, 164—181.
- MACARTHUR, R. H. (1965): Patterns of species diversity. *Biol. Rev.*, **40**, 510—533.
- MACARTHUR, R. H.; MACARTHUR, J. W. (1961): On bird species diversity. *Ecology*, **42**, 594—598.
- MCNAB, B. K. (1971): The structure of tropical bat faunas. *Ecology* **52**, 352—358.
- MONARD, A. (1939): Résultats de la mission scientifique du Dr. MONARD en Guinée Portugaise 1937—1938. III. Chiroptères. *Arq. Mus. Bocage*, **10**, 49—80.
- NOVICK, A. (1958): Notes on an additional example of the fruit bat, *Scotonycteris ophiodon* POHLE. *Postilla* **34**, 1—5.
- PANOUSE, J. B. (1951): Les chauves-souris du Maroc. *Trav. Inst. Sci. chérif.*, **1**, 1—120.
- (1953): Observations sur les chauves-souris du Maroc et addition d'une nouvelle espèce *M. mystacinus* (Kuhl 1819) à la faune marocaine. *Bull. Soc. Sci. nat. Phys. Maroc* **33**, 89—107.

- (1955): Contribution à l'étude des chauves-souris du Maroc: *Pipistrellus savii* et *Barbastella barbastellus*. Bull. Soc. Sci. nat. Phys. Maroc, **35**, 257—263.
- VAN DER PIJL, L. (1957): The dispersal of plants by bats. Acta Bot. Neerl., **6**, 291—315.
- PETERSON, R. L. (1971): The systematic status of the African molossid bats *Tadarida bembelini* and *Tadarida cistura*. Can. J. Zool., **49**, 1347—1354.
- ROBERTS, A. (1951): The mammals of South Africa. Trustees of The mammals of South Africa Book Fund, Johannesburg.
- ROSS, A. (1967): Ecological aspects of the food habits of insectivorous bats. Proc. West. Found. Vertebr. Zool., **1**, 205—263.
- SCHOENER, T. W. (1965): The evolution of bill size differences among sympatric congeneric species of birds. Evolution, **19**, 189—213.
- SETZER, H. W. (1957): A review of Libyan mammals. J. Egypt. publ. Hlth. Ass., **32**, 41—82.
- SIMPSON, G. G. (1964): Species density of North American recent mammals. Syst. Zool., **13**, 57—73.
- SMITHERS, R. H. N. (1968): A check list and atlas of the mammals of Botswana (Africa). Trustees natl. Mus. Rhodesia.
- STORCH, G. (1968): Funktionsmorphologische Untersuchungen an der Kaumuskulatur und an korrelierten Schädelstrukturen der Chiropteren. Abh. senckenberg. naturf. Ges., **517**, 1—92.
- STRUHSAKER, T. T. (1961): Morphological factors regulating flight in bats. J. Mammal., **42**, 152—159.
- TAMSITT, J. R. (1967): Niche and species diversity in neotropical bats. Nature, London, **213**, 784—786.
- TOSCHI, A. (1954): Elenco preliminare dei mammiferi della Libia. Suppl. Ric. Zool. appl. Caccia, Bologna, **2**, 241—273.
- VEIGA-FERREIRA, M. C. (1949): Notas acerca dos microquirópteros da Guiné Portuguesa. Ann. Jta. Missões Geograf. Invest. colon. Lisboa, (Trab. Missão Zool. Guiné), **4**, 187 bis 297.
- Anschrift des Verfassers:* Dr. D. KOCK, Forschungsinstitut Senckenberg, 6 Frankfurt a. M., Senckenberg-Anlage 25

Les chromosomes des *Sorex* du groupe *araneus-arcticus* (Mammalia, Insectivora)¹

Par A. MEYLAN et J. HAUSSER

Station fédérale de Recherches agronomiques, Nyon, Suisse

Réception du Ms. 18. 9. 1972

Introduction

Parmi les musaraignes du genre *Sorex* L., 1758, HOFFMANN (1971) distingue, à la suite des travaux des systématiciens russes et américains, le groupe *araneus-arcticus*. Or, les limites de ce groupe sont mal définies et la position systématique de ses représentants pose encore nombre de problèmes. L'analyse chromosomique peut cependant

¹ Travail bénéficiant du subside no 5263/3 du Fonds national suisse de la Recherche scientifique.